Bijdragen tot de Dierkunde, 55 (1): 149-158 — 1985

VERÄNDERUNGEN AM MITTELDARM VON *OXIDUS GRACILIS* (C. L. KOCH, 1847) WÄHREND EINER HÄUTUNG (DIPLOPODA)

von

WERNER NEUMANN

*Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Giessen, Stephanstr. 24, D-6300 Giessen, B.R. Deutschland**

ABSTRACT

The midgut epithelium of *Oxidus gracilis* consists of differentiated cells and regenerative cells. Only the first have many contacts with the surrounding liver cells. The fate of all three cell types has been examined during moulting.

The regenerative cells divide at the beginning of moulting. They become cylindrical and form a closed ring basally of the differentiated cells which are pushed in the gut cavity. The contact area of the differentiated cells with the basement membrane becomes smaller and the processes of the basal labyrinth are long and thin. The apical adjoining region is filled with vacuoles containing non-colourable, refractive inclusions. They are ovoid, rounded with membranes and look like typical concrements. In the cell apex no inclusions are visible, the cytoplasm is dense. The nucleus is shifted to the apex and gives the impression of metabolic activity. A microvillous border is still present.

At the same time the number of cytosomes in the liver cells is increasing continuously.

After ecdysis the differentiated cells in the gut cavity have disappeared. One part of the former regenerative cells becomes differentiated to active midgut cells, the other part rests probably as juvenile cells. Most cytosomes in the liver cells have disappeared.

EINLEITUNG

Die Morphologie des Darmtraktes von Diplopoden ist bei verschiedenen Arten untersucht worden (Krug, 1907; Effenberger, 1909; Reinecke, 1910; Verhoeff, 1914; Randow, 1924; Wegelin, 1958/1959), allerdings zumeist Vorder- oder Enddarm, die als Derivate des Ektoderms den üblichen Vorgängen der Häutung unterliegen.

Aufbau und Ultrastruktur des Mitteldarms von *Oxidus gracilis* wurde von Seifert & Rosenberg (1977) beschrieben. Wie schon von einigen Juliden bekannt war (Randow, 1924; Wegelin, 1958/1959; Hubert, 1978; 1979a, b, c), setzt er sich auch hier aus fünf Elementen zusammen: (1) differenzierten Mitteldarmzellen, (2) Regenerationszellen, (3) Basallamina des Darmepithels, (4) Ring- und Längsmuskulatur und (5) Leberzellen.

Dieser komplexe Aufbau des Mitteldarms bedingt die Frage nach der Regeneration seiner Elemente. Es wird vermutet, daß diese zur Zeit der Häutung stattfindet. Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es deshalb, Veränderungen am Mitteldarm im Ablauf der Häutungsstadien hinsichtlich der Regeneration des Darmepithels und der Leberzellen festzustellen und zu beschreiben. Die zeitliche Zuordnung der einzelnen Häutungsstadien erfolgte durch Paralleluntersuchungen am Integument.

MATERIAL UND METHODEN

Oxidus gracilis (C. L. Koch, 1847) ist in subtropischen Zonen beheimatet und wurde mit Pflanzen in viele europäische Gewächshäuser verschleppt, wo die Art heute sehr häufig ist.

Das Untersuchungsmaterial stammt aus den Warmhäusern des Botanischen Gartens der Justus-Liebig-

*Heutige Anschrift: Am Kreuzteich 4, D-3300 Braunschweig OT Riddagshausen, B.R. Deutschland.

Universität Giessen, wo es unter Blumentöpfen und in Erdproben häufig ist. Die Hälterung erfolgte in Anlehnung an Kheirallah (1973a, b), Gromysz-Kalkowska & Stojalowska (1968) und Gromysz-Kalkowska (1976) in Glasschalen mit 1-2 cm dicker Bodenschicht bei relativ konstanter, hoher Luftfeuchtigkeit und einer Temperatur von 23 ± 2° C. Als Nahrung diente grobzerkleinertes, in Wasser geweichtes Laub (Buche, Ahorn, Erle) und gleichzeitig kleinere Mengen von Algen (Kheirallah, 1973b). Zur Untersuchung kamen Tiere, die sich in ihrer charakteristischen Häutungskammer befanden (Causey, 1943).

Es wurden jeweils Stücke von zwei Diplosegmenten aus dem mittleren Rumpfbereich im Gemisch nach Karnovsky (1965) bei 4° C vier Stunden fixiert. Nach zweimaligem Waschen mit 0,2 M Phosphat- (pH 7,2) oder 0,2 M Na-Cacodylatpuffer (pH 7,2-7,4) wurden sie zwei Stunden in 2 %igem Osmium-(VIII)-oxid bei 4° C nachfixiert. Abermaliges Waschen in Pufferlösung und Entwässerung in aufsteigender Acetonreihe führte über Angleichung in Aceton-Araldit-Stufen zur Einbettung der Objekte in Araldit. Die Anfertigung der Semi- und Ultradünnschnitte erfolgte an einem Ultramikrotom OM U3 der Firma Reichert.

Die Semidünnschnitte wurden mit einer 0,1 %igen Toluidinblaulösung gefärbt und mit einem Orthoplan/Orthomat-W der Firma Leitz mikroskopiert und fotografiert. Die Ultradünnschnitte wurden zum Teil mit gesättigtem Uranylacetat und Bleicitrat (pH 12) nach Reynolds (1963) doppeltkontrastiert, ein anderer nur einfach mit Bleicitrat (pH 12), und alle mit einem EM 9 S-2 der Firma Zeiss** mikroskopiert.

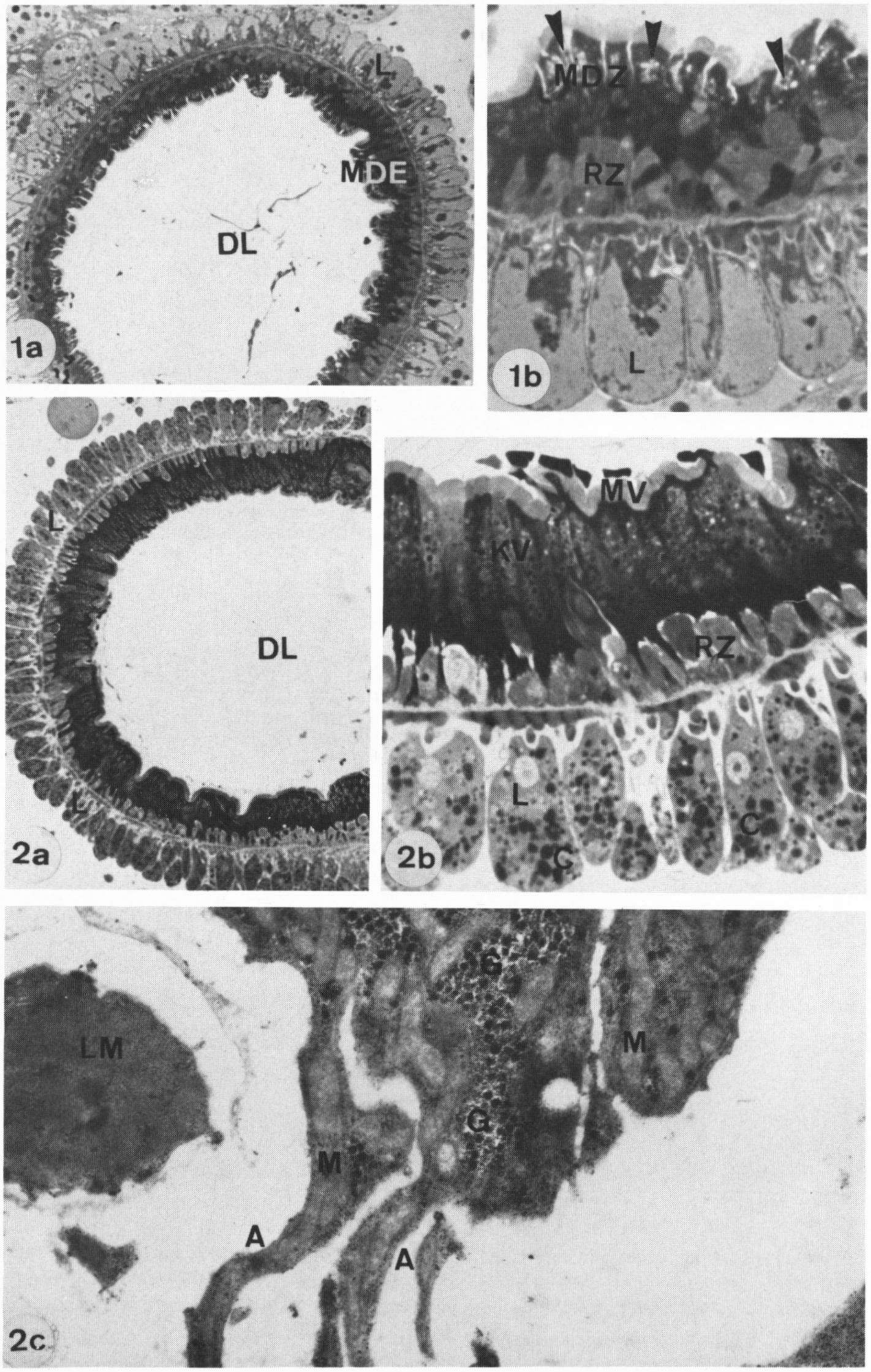
BEFUNDE

Die differenzierten Mitteldarmzellen sind zylindrisch, besitzen apikal einen dichten Mikrovillisaum und basal ein ausgedehntes Labyrinth. In ihrer apikalen Zellregion treten zahlreiche Vakuolen mit stark lichtbrechenden Konkrementen lichtmikroskopisch als schaumige Struktur hervor. Davon zu unterscheiden sind die mehr kubischen Regenerationszellen, die einzeln der Basallamina aufsitzen und mit ihren Apices nicht das Darmlumen erreichen (Abb. 1a, 1b). Sie haben relativ dichtes Cytoplasma, aber kein basales Labyrinth ausgebildet. Die Leberzellen senden durch die Muskularis hindurch Fortsätze in das basale Labyrinth der differenzierten Darmzellen, verzweigen sich vor dem Eintritt nochmals und haben über diese sekundären Fortsätze Kontakt mit den Epithelzellen. Die Leberzellen sind solitär und bilden kein Epithel. Sie zeichnen sich durch viele gleichmäßig verteilte Glykogenrosetten (α-Partikel) aus. Nahe den Fortsätzen und teilweise auch in diesen erstrecken sich viele schlanke Mitochondrien.

Zur Zeit des Ausbaus der Häutungskammer sind erste histologische Veränderungen am Darmepithel zu erkennen. Die differenzierten Mitteldarmzellen buchten sich in das Darmlumen vor, wobei die Zahl der mit Konkrementen gefüllten Vakuolen zunimmt. Die Regenerationszellen werden zylindrisch und rücken näher aneinander. Dadurch wird das basale Labyrinth der differenzierten Zellen auf die stelzenförmigen Fortsätze zwischen den Regenerationszellen eingeengt (Abb. 2a, 2b). An den Leberzellen ist eine starke Zunahme von Cytosomen in den Apices zu beobachten (Abb. 2b, 2c).

**Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Abb. 1a-1b. Querschnitt durch den Mitteldarm in der Zwischenhäutungsphase. Das Mitteldarmepithel (MDE) besteht aus den differenzierten Zellen (MDZ) mit apikalen Konkrementvakuolen (Pfeile) und den Regenerationszellen (RZ), die mit ihren Apices nicht das Lumen erreichen. Die Leberzellen (L) umgeben den Mitteldarm, zeigen ein homogenes Cytoplasma und sind über Fortsätze mit den Mitteldarmzellen verbunden. DL, Darmlumen; (a) × 230, (b) × 830.
Abb. 2a-2b. Querschnitt des Mitteldarms eines Tieres nach wenigen Stunden in der Häutungskammer. In der apikalen Region der differenzierten Mitteldarmzellen ist eine Zunahme der Konkrementvakuolen (KV) festzustellen. Die laterale Ausdehnung der Regenerationszellen (RZ) führt zur Einengung der basalen Mitteldarmzellbereiche. Die Zahl der Cytosomen (C) in den Leberzellen (L) hat ebenfalls zugenommen. DL, Darmlumen; MV, Mikrovillisaum; (a) × 220, (b) × 900.
Abb. 2c. Basaler Bereich einer Leberzelle mit Glykogenrosetten (G) und Mitochondrien (M), die in die Fortsätze (A) hineinragen. LM, Längsmuskelfaser; × 19000. (Nur mit Bleicitrat nachkontrastiert.)


L
MDE
DL
1a
MDZ
RZ
L
1b
L
DL
L
2a
MV
KV
RZ
L
C
C
2b
G
LM
M
G
M
A
A
2c

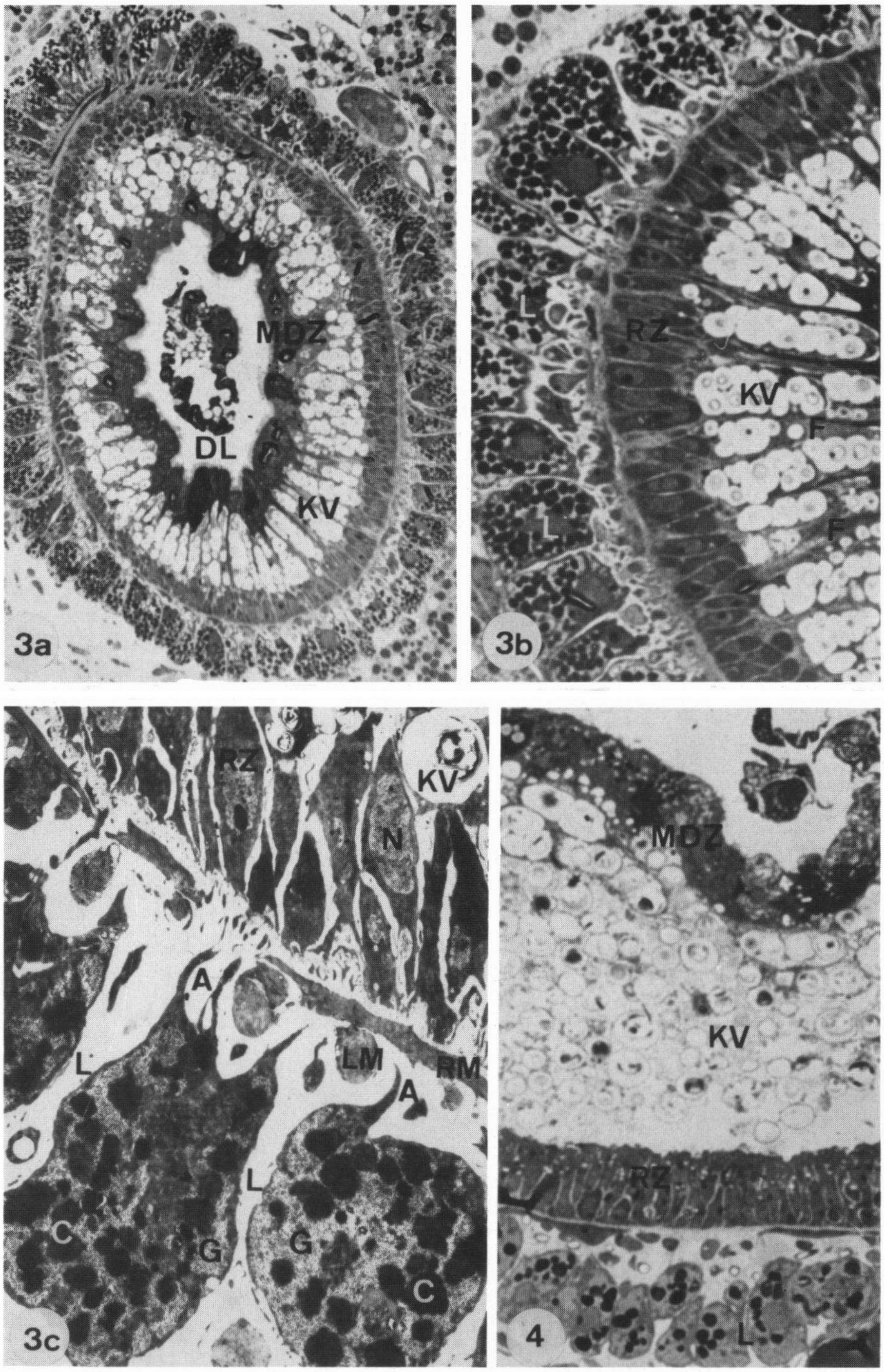


Abb. 3a-3b. Kurz nach der Apolysis bilden die Regenerationszellen (RZ) noch kein geschlossenes Epithel. Die Apices der differenzierten Mitteldarmzellen (MDZ) liegen nun weit im Darmlumen (DL) und ihre zentralen Bereiche sind mit vielen Konkrementvakuolen (KV) gefüllt. Zwischen diesen sind Cytoplasmastränge (F) zur Basallamina deutlich. In den Leberzellen (L) sind viele Cytosomen zu erkennen; (a) × 340, (b) × 860.

Abb. 3c. Die Leberzellen (L) sind durch zahlreiche Cytosomen (C) und viel Glykogen (G) gekennzeichnet. Ihre Fortsätze (A) ziehen in das basale Labyrinth der differenzierten Mitteldarmzellen. Die Regenerationszellen (RZ) haben ein solches noch nicht ausgebildet. KV, Konkrementvakuolen; LM, Längsmuskulatur; N, Zellkern; RM, Ringmuskulatur; × 2350.

Abb. 4. Zum Zeitpunkt zwischen Apolysis und Ecdysis haben die Regenerationszellen (RZ) das neue Mitteldarmepithel gebildet. Apikal besitzen sie kleine, transparente Vakuolen. Die alten Mitteldarmzellen (MDZ) zeigen keine direkten Fortsätze mehr von den Apices zur Basallamina und damit auch keine Kompartimentierung des zentralen Konkrementvakuolenraumes (KV). Die Leberzellen (L) erscheinen abgerundet und haben keinen Kontakt mehr zum Mitteldarmepithel, weisen aber noch immer viele Cytosomen auf; × 875.

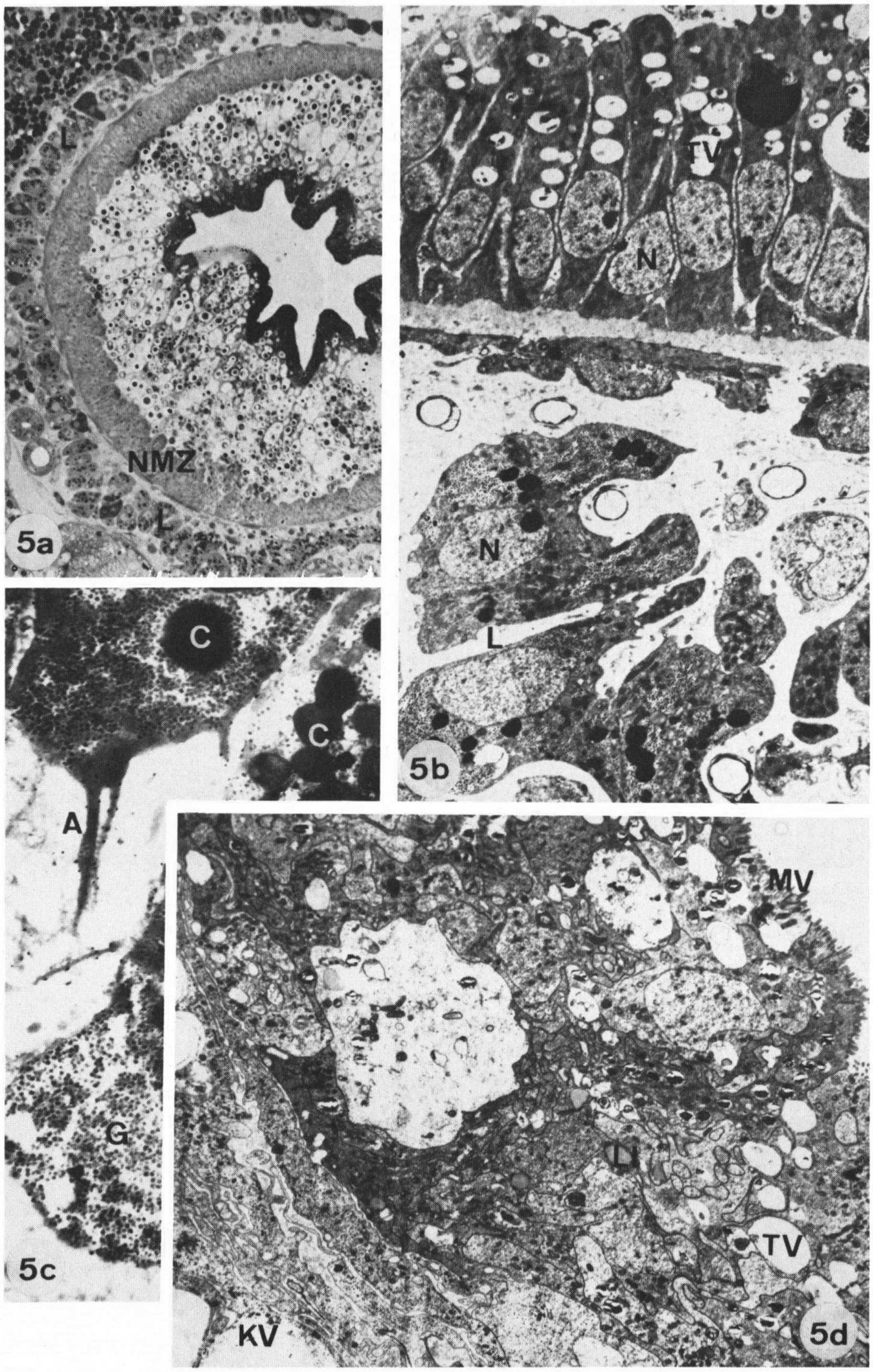


Abb. 5a-5b. Auch kurz vor Ecdysis haben die Leberzellen (L) noch keine Verbindung zu den neuen Mitteldarmzellen (NMZ), da diese noch kein basales Labyrinth besitzen. Die Mitteldarmzellen weisen einen großen Zellkern (N) und apikal transparente Vakuolen (TV) auf. Die Leberzellen sind ebenfalls mit einem großen Nucleus (N) und zahlreichen Cytosomen ausgestattet; (a) × 220, (b) × 2800 (nur mit Bleicitrat nachkontrastiert).

Abb. 5c. Ausbildung neuer Fortsätze (A) von den Leberzellen zum neuen Mitteldarmepithel. In den Leberzellen sind viel Glykogen (G) und Cytosomen (C) vorhanden; × 10500.

Abb. 5d. Die Apices der alten Mitteldarmzellen besitzen noch immer einen Mikrovillisaum (MV), außerdem viele transparente Vakuolen (TV) und einige Lipidtropfen (LI). Zum Konkrementvakuolenraum (KV) grenzen sich die Apices durch viele Membranen ab; × 2700 (nur mit Bleicitrat nachkontrastiert).

Unmittelbar nach der Apolysis ist eine Schicht mit vielen Konkrementvakuolen im zentralen Bereich der differenzierten Mitteldarmzellen charakteristisch. Die Apices sind weit in das Lumen gedrängt, haben aber noch über schlanke Zellfortsätze Kontakt mit der Basallamina. Die Fortsätze erstrecken sich zwischen den Regenerationszellen. Cytoplasmastränge kompartimentieren den Vakuolenraum (Abb. 3a, 3b). Die Regenerationszellen haben sich noch nicht zum Epithel formiert. Sie besitzen einen relativ großen Zellkern mit einem Nucleolus. Die Leberzellen sind durch viele Cytosomen und dazwischengelegene Glykogenfelder gekennzeichnet (Abb. 3c).

Zwischen Apolysis und Ecdysis verlieren die differenzierten Mitteldarmzellen ihre gerichteten Fortsätze zur Basallamina und damit auch das basale Labyrinth. Die Apices beinhalten viele transparente Vakuolen. Der Konkrementvakuolenraum erscheint ungeordnet und nicht mehr kompartimentiert. Die Regenerationszellen haben sich zum neuen Mitteldarmepithel formiert, sind allerdings noch unvollständig differenziert. So besitzen sie keinen apikalen Mikrovillisaum und kein basales Labyrinth. Die Leberzellen haben auch noch keinen Kontakt zum Darmepithel. Anscheinend fehlen die basalen Fortsätze. Sie sind aber weiterhin durch zahlreiche Cytosomen gekennzeichnet (Abb. 4).

Kurz vor der Ecdysis sind die neuen, unvollständig differenzierten Mitteldarmzellen hochzylindrisch mit einem großen Kern und Nucleolus. Sie weisen apikal viele transparente Vakuolen mit kleinen Einschlüssen auf und schieben Protrusionen in den Konkrementvakuolenraum vor (Abb. 5a, 5b). Dieser erscheint nun degeneriert, aber die Apices der alten Mitteldarmzellen haben noch ihren intakten Mikrovillisaum und viele Membranen im Cytoplasma (Abb. 5d). Die Leberzellen zeigen an einigen Stellen basale Ausstülpungen in Richtung auf das Darmepithel, was auf die Neubildung von Fortsätzen hindeutet (Abb. 5c).

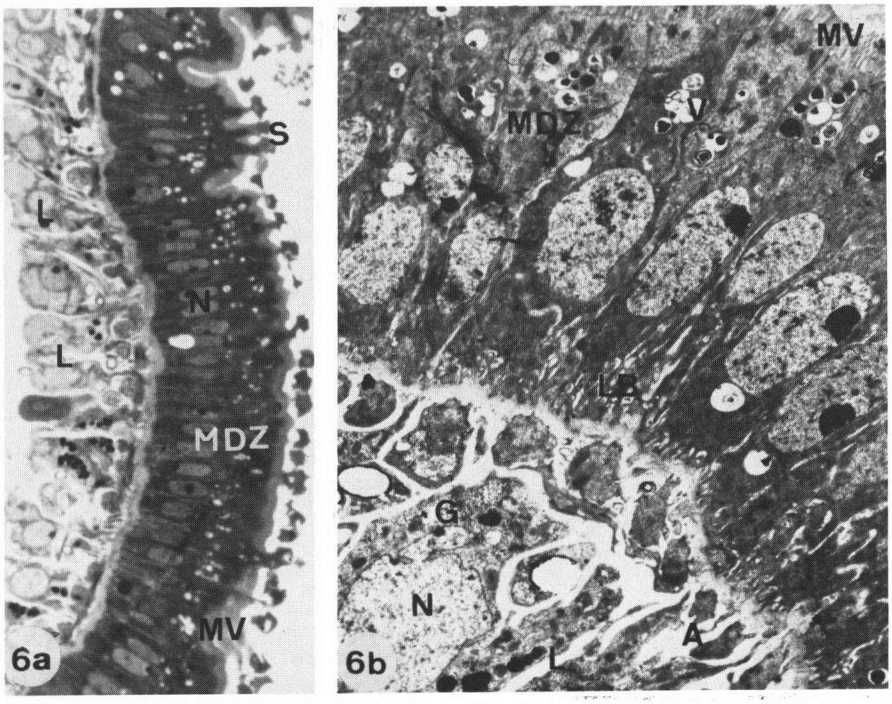
Zum Zeitpunkt der Ecdysis sind das alte Darmepithel und der Konkrementvakuolenraum im Darmlumen nicht mehr vorhanden. Das neue Darmepithel besteht aus hochzylindrischen Zellen, die nicht in Funktions- und neue Regenerationszellen zu trennen sind. Ein Saum von Mikrovilli ist vorhanden, zwischen denen zahlreiche Protrusionen in das Lumen ragen (Abb. 6a). Zellkontakte sind apikal über lange (septierte?) Desmosomen geknüpft, basal hingegen sind erweiterte Interzellularspalten zu erkennen. Der Zellkern ist langgestreckt, auch ein basales Labyrinth ist vorhanden. Dort haben die Leberzellen wie vor der Häutung wieder Kontakt mit den Darmzellen. In den Leberzellen sieht man nur noch wenige Cytosomen. Das Cytoplasma weist wieder Strukturen wie in der Zwischenhäutungsphase auf (Abb. 6b).

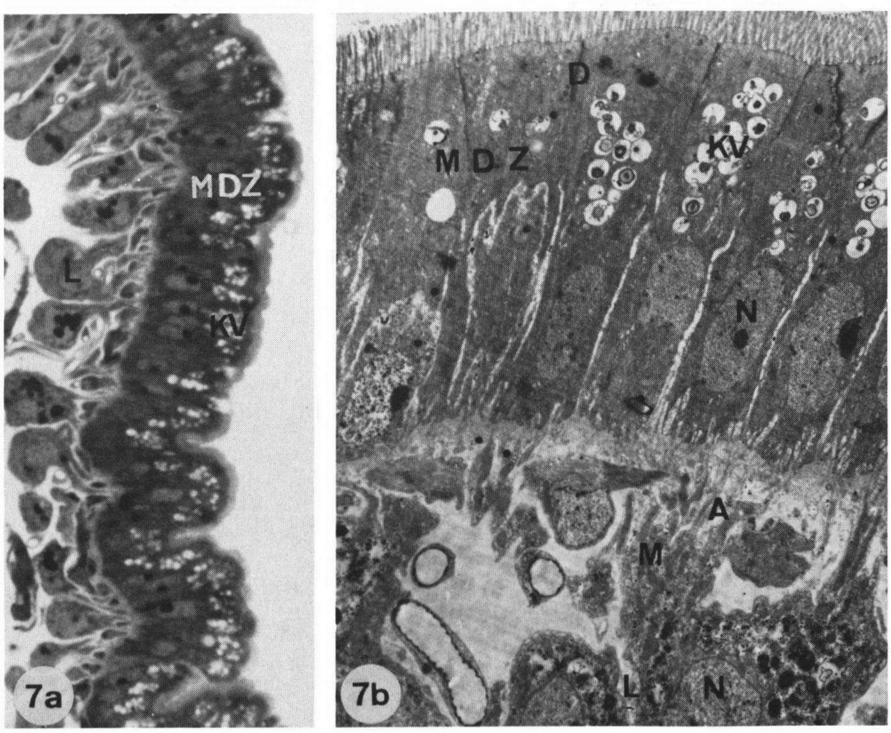
Abb. 6a. Zum Zeitpunkt der Ecdysis ist der Konkrementvakuolenraum mit den Zellapices des alten Mitteldarmepithels im Lumen nicht mehr vorhanden. Das neue Epithel besteht aus hochzylindrischen Zellen (MDZ), ausgestattet wieder mit einem dichten Mikrovillisaum (MV) und durch diesen hindurch viele Protrusionen (S) in das Lumen. Jede Zelle besitzt einen langgestreckten, großen Zellkern (N). Die Leberzellen (L) zeigen wie in der Zwischenhäutungsphase nur wenige Einschlüsse; × 890.

Abb. 6b. Die Leberzellen (L) mit ihren großen Kernen (N) und dem vielen Glykogen (G) haben über schlanke Fortsätze (A) wieder Verbindung zum Mitteldarmepithel. Die Mitteldarmzellen (MDZ) besitzen daher wieder ein basales Labyrinth (LB). Das dichte Cytoplasma enthält zahlreiche Mitochondrien, einige Zisternen des rauhen ER und im apikalen Bereich kleine Konkrementvakuolen (V). Der Mikrovillisaum (MV) ist sehr dicht; × 2600.

Abb. 7a. Wenige Stunden nach Ecdysis sind die Protrusionen (Abb. 6a) nicht mehr vorhanden. Die Mitteldarmzellen (MDZ) zeigen apikal vermehrt Konkrementvakuolen (KV). Die Leberzellen (L) zeigen kaum Unterschiede zum Ecdysiszeitpunkt; × 860.

Abb. 7b. Querschnitt durch den regenerierten Mitteldarm. Die Mitteldarmzellen (MDZ) haben große Zellkerne (N) und im Apex zahlreiche Konkrementvakuolen (KV). Im apikalen Bereich sind die Zellen durch lange (septierte?) Desmosomen (D) verbunden, basal sind weite Interzellularspalten zu erkennen. Die Leberzellen (L) weisen große Zellkerne (N) und basal nahe den Fortsätzen (A) zahlreiche Mitochondrien (M) auf; × 3000.


6a
L
L
N
MDZ
S
MV
6b
MV
MDZ
V
LB
G
N
L
A


7a
MDZ
L
KV
7b
D
M D Z
KV
N
A
M
L
N

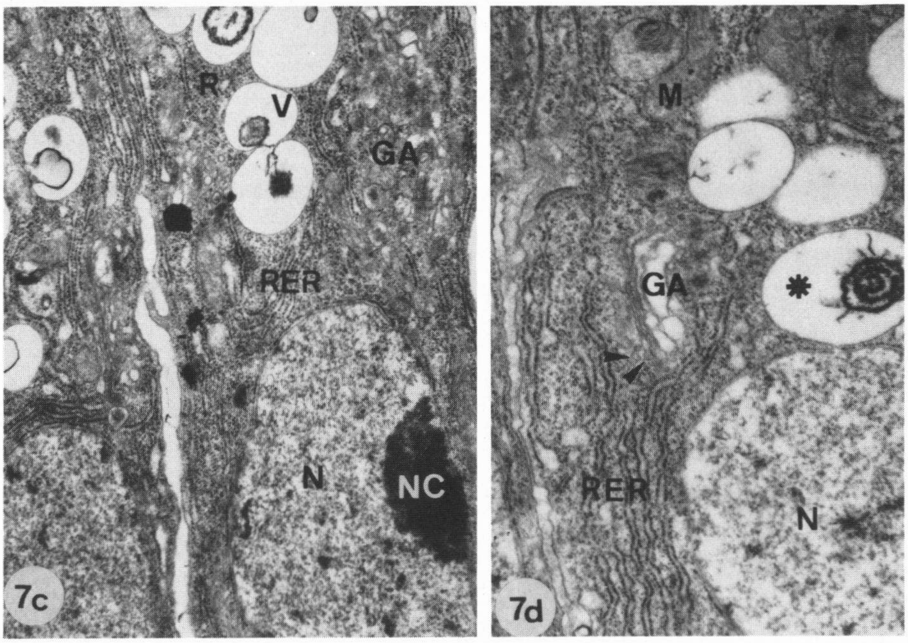


Abb. 7c-7d. Längsschnitt durch die Kernregion von neuen Mitteldarmzellen mit großen Zellkernen (N) und Nucleoli (NC). Zahlreiche Zisternen des rauhen ER (RER), ebenfalls große Golgi-Dictyosomen (GA), freie Ribosomen (R), Mitochondrien (M) und apikale Konkrementvakuolen (V) sind zu erkennen. In Abb. 7d weisen die Pfeilspitzen auf Begleitvesikel, der Stern kennzeichnet eine Vakuole mit einem Konkrement-Bildungsstadium; (c) × 16500, (d) × 25000.

Wenige Stunden nach der Ecdysis sind schließlich keine Protrusionen der Darmzellen mehr zu erkennen, allerdings hat die Zahl der Konkrementvakuolen im Apex zugenommen (Abb. 7a, 7b). In dieser Phase sind viele ihrer Bildungsorte zu erkennen, die in der Nähe des Zellkerns liegen. Dort sind viele Mitochondrien, zahlreiche Zisternen des rauhen ER (rER), freie Ribosomen und mehrere Golgi-Dictyosomen vorhanden. Diese erhalten vom rER kleine Vesikel und bauen aus diesen die großen Konkrementvakuolen auf (Abb. 7c, 7d). Die Leberzellen weisen basal nahe den Fortsätzen wieder viele schlanke Mitochondrien auf (Abb. 7b).

Damit ist die beschriebene Ausgangssituation der Zwischenhäutungsphase wieder erreicht.

DISKUSSION

Bei *Oxidus gracilis* alternieren differenzierte Mitteldarmzellen und Regenerationszellen nicht so regelmäßig, wie Seifert & Rosenberg (1977) annahmen und wie Randow (1924) und Wegelin (1958/1959) von Juliden beschrieben hatten.

Mit dieser Arbeit wird die Forderung Verhoeffs (1914) nach einem allmählichen Übergang ,,von runden Regenerations- zu den zylindrischen Darmzellen'' bestätigt. Ihre endgültige Form erreichen die Zellen erst zum Ecdysiszeitpunkt. Es bleibt weiterhin fraglich, ob der Differenzierung des neuen Epithels Zellproliferation oder reines Zellenwachstum vorausgeht, denn Mitosen konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Sie müssen aber postuliert werden, da auch die Regeneration späterer Stadien gewährleistet sein muß. Andererseits spricht für die These des Zellenwachstums die zeitliche Parallele der Bildung des fast geschlossenen Epithels und des Konkrementvakuolenraumes im zentralen Bereich der differenzierten Zellen. Durch Aufnahme essentieller Stoffe von dort in die Regenerationszellen ließe sich ein solcher Vorgang erklären.

Die Apices der differenzierten Zellen schie-

ben sich im Verlauf der Häutung immer weiter in das Darmlumen vor. Gleiche Verhältnisse beschrieb Humbert (1979) auch von *Tomocerus minor* Lubbock. Sie degenerieren aber nicht sofort und könnten deshalb an der Aufnahme von Stoffen und damit verbunden der Vergrößerung des Konkrementvakuolenraumes beteiligt sein. Auch haben sie noch lange Zeit über stelzenförmige basale Fortsätze und das basale Labyrinth Kontakt mit den Leberzellen.

Der Konkrementvakuolenraum ist die auffallendste Struktur während der Regenerationsphase. Konkrementvakuolen ähnlicher Form sind schon mehrfach beschrieben worden, auch für Juliden von Randow (1924) und Hubert (1979b, c) und ebenfalls von verschiedenen Insekten als Speicherorganellen im Mitteldarmepithel (Fain-Maurel et al., 1973; Fyg, 1968; Gouranton, 1968; Humbert, 1978, 1979; Turbeck, 1974; Waku & Sumimoto, 1971, 1974). Auch in den Malpighi-Gefäßen sind sie mehrfach gefunden und ihr Aufbau dargestellt worden. Hubert (1979b, c), Wolburg et al. (1973) und Hevert et al. (1974) beschreiben eine Matrix aus Mucopolysacchariden mit daran kondensierten Ionen. Diese Speicherung auf kleinem Raum bei großer Oberfläche stellt eine osmotisch unwirksame Form dar (Waku & Sumimoto, 1971, 1974), die ihre Begründung dadurch erhält, daß zu diesem Zeitpunkt keine Eliminierung der Exkrete stattfinden kann und *Oxidus gracilis* sonst Wasser aus den Geweben entzogen werden könnte. Nach Heyer (1982) ist bei *Dermestes frischii* Kugelann das rauhe ER an ihrer Bildung beteiligt. Auch bei *Oxidus gracilis* spielen dieses und vor allem der Golgi-Apparat eine Rolle.

Die Veränderungen der Leberzellen laufen parallel zu denen des Mitteldarms ab. Zum Zeitpunkt der Bildung des Konkrementvakuolenraumes ist eine Zunahme der Cytosomen in den Leberzellen zu beobachten. In den basalen Bereichen sind ebenfalls viele Mitochondrien vorhanden, so daß anzunehmen ist, daß die Leberzellen essentielle Stoffe aus den Mitteldarmzellen aufnehmen und in den Cytosomen verarbeiten. Dies könnte vor allem kurz vor der Ecdysis geschehen, wenn die Leberzellen keine Verbindung mehr zum Mitteldarmepithel haben. Wenn die Leberzellen später neue Fortsätze zum neuen basalen Labyrinth der Darmzellen entsenden, sind kaum noch Cytosomen in den Leberzellen vorhanden. Dies könnte im Zusammenhang mit den vielen Mitochondrien auf eine aktive Abgabe exkretpflichtiger Stoffe hindeuten. Damit würde die Regeneration der Leberzellen rein physiologisch erfolgen. So ist auch erklärt, weshalb nie juvenile Leberzellen nachgewiesen wurden. Es ist anzunehmen, daß die Leberzellen auf diese Weise mehrere Stadien überdauern. Gleichzeitig mit der Abnahme ihrer Cytosomen sind auch eine Zunahme apikaler Konkrementvakuolen in den neuen Darmzellen und die zahlreichen, regelmäßigen Protrusionen zu beobachten. Diese zeitliche Übereinstimmung läßt den Schluß zu, daß die exkretpflichtigen Stoffe aus den Cytosomen der Leberzellen über die neuen Darmzellen in das Lumen abgegeben werden. Die Regeneration der Leberzellen würde damit zeitlich versetzt ablaufen. Kurzzeitig auftretende Protrusionen sind auch von Humbert (1979) bei *Tomocerus minor* sowie bei *Locusta migratoria* (Linnaeus) nach längerer Hungerperiode und erster Nahrungsaufnahme von Heinrich & Zebe (1973) gefunden worden.

Mit der physiologischen Regeneration der Leberzellen und der echten Zellerneuerung des Darmepithels wäre der Mitteldarm voll funktionsfähig und könnte seine Aufgaben bei den Verdauungsprozessen wieder erfüllen.

DANKSAGUNG

Mein aufrichtiger Dank gilt Herrn Prof. Dr. G. Seifert für die freundliche Unterstützung und die vielen wertvollen Diskussionen. Herrn Dr. U. Schlüter danke ich für viele hilfreiche Anregungen, außerdem Frau A. Diebel und Frau A. Hudel für die freundliche technische Assistenz.

LITERATUR

Causey, N. B., 1943. Studies on the life history and the ecology of the hothouse millipede Orthomorpha gracilis (C. L. Koch). Am. Midl. Nat., **29**: 670-682.

EFFENBERGER, W., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Jena. Z. Naturw., **44**: 527-586.

FAIN-MAUREL, M. A., P. CASSIER & J. ALIBERT, 1973. Etude infrastructurale et cytochimique de l'intestin moyen de Petrobius maritimus (Leach) en rapport avec ses fonctions excrétrices et digestives. Tissue Cell, **5**: 603-631.

FYG, W., 1968. Über die Kalkkörperchen im Mitteldarmepithel der Honigbiene (Apis mellifica L.) und ihr Auftreten im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung. Bull. Soc. ent. Suisse, **40**: 204-225.

GOURANTON, J., 1968. Composition, structure et mode de formation des concrétions minérales dans l'intestin moyen des Homoptères Cercopides. J. Cell Biol., **37**: 316-328.

GROMYSZ-KALKOWSKA, K., 1976. Influence of temperature and duration of acclimation on the metabolic rate in Orthomorpha gracilis (C. L. Koch). Folia biol., Krakow, **24**: 55-64.

GROMYSZ-KALKOWSKA, K. & W. STOJALOWSKA, 1968. Oxygen consumption in the ontogenetic development of Orthomorpha gracilis (C. L. Koch). Folia biol., Krakow, **16**: 179-189.

HEINRICH, D. & E. ZEBE, 1973. Zur Feinstruktur der Mitteldarmzellen von Locusta migratoria in verschiedenen Phasen der Verdauung. Cytobiologie, **7**: 315-326.

HEVERT, F., H. WOLBURG & A. WESSING, 1974. Die Konkremente des larvalen Primärharnes von Drosophila hydei. II. Die anorganischen Bestandteile. Cytobiologie, **8**: 312-319.

HEYER, J., 1982. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Embryogenese von Malpighi-Gefäßen der Insekten am Beispiel des Speckkäfers Dermestes frischi (Coleoptera): 1-50 (Inauguraldissertation, F.B. Biologie, J.L.U. Giessen).

HUBERT, M., 1978. Les cellules hépatiques de Cylindroiulus londinensis (Leach 1814) (Diplopoda, Iuloidea). C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, (D) **286**: 627-630.

——, 1979a. L'intestin moyen de Cylindroiulus londinensis (psylopygus Latzel) (Diplopoda, Iuloidea): observations ultrastructurales en relation avec la fonction d'accumulation. C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, (D) **289**: 749-752.

——, 1979b. Localization and identification of mineral elements and nitrogenous waste in Diplopoda. In: M. CAMATINI ed., Myriapod biology: 127-134 (Academic Press, London, etc.).

——, 1979c. Données histophysiologiques complémentaires sur les bioaccumulations minérales et puriques chez Cylindroiulus londinensis (Leach 1814). Archs. Zool. exp. gén., **119**: 669-683.

HUMBERT, W., 1978. Cytochemistry and X-ray microprobe analysis of the midgut of Tomocerus minor Lubbock (Insecta, Collembola) with special reference to the physiological significance of the mineral concretions. Cell Tiss. Res., **187**: 397-416.

——, 1979. The midgut of Tomocerus minor: Ultrastructure, cytochemistry, aging and renewal during a moulting cycle. Cell Tiss. Res., **196**: 39-57.

KARNOVSKY, M. J., 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. J. Cell Biol., (A) **27**: 137-138.

KHEIRALLAH, A. M., 1973a. Food preferences of the hothouse millipede Orthomorpha gracilis (C. L. Koch) and the isopod Leptotrichus panzeri (Aud. & Sav.). Bull. Soc. ent. Egypte, **57**: 371-377.

——, 1973b. Effect of different foods on the development of the hothouse millipede Orthomorpha gracilis (C. L. Koch). Bull. Soc. ent. Egypte, **57**: 419-423.

KRUG, H., 1907. Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jena. Z. Naturw., **42**: 485-522.

RANDOW, E., 1924. Zur Morphologie und Physiologie des Darmkanals der Iuliden. Z. wiss. Zool., **122**: 534-582.

REINECKE, G., 1910. Beiträge zur Kenntnis von Polyxenus. Jena. Z. Naturw., **46**: 845-896.

REYNOLDS, E. S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., **17**: 208-212.

SEIFERT, G. & J. ROSENBERG, 1977. Feinstruktur der Leberzellen von Oxidus gracilis (C. L. Koch) (Diplopoda, Paradoxosomatidae). Zoomorphologie, **88**: 145-162.

TURBECK, B. O., 1974. A study of the concentrically laminated concretions, "spherites" in the regenerative cells of the midgut of lepidopterous larvae. Tissue Cell, **6**: 627-640.

VERHOEFF, K. W., 1914. Die Verwandlung des Mitteldarms von Polydesmus während der Häutungsperioden. Zool. Anz., **44**: 517-526.

WAKU, Y. & K.-I. SUMIMOTO, 1971. Metamorphosis of midgut epithelial cells in the silkworm (Bombyx mori L.) with special regard to the calcium salt deposits in the cytoplasm. I. Light microscopy. Tissue Cell, **3**: 127-136.

—— & ——, 1974. II. Electron microscopy. Tissue Cell, **6**: 127-136.

WEGELIN, R., 1958/1959. Anatomische und histologische Untersuchungen am Darmtraktus von Cylindroiulus teutonicus (Pocock 1900) und Glomeris connexa (C. L. Koch 1847). Wiss. Z. Karl-Marx-Univ., Leipzig, (math.-naturwiss. Reihe) **8**: 1007-1029.

WOLBURG, H., F. HEVERT, A. WESSING & J. PORSTENDOERFER, 1973. Die Konkremente des larvalen Primärharnes von Drosophila hydei. I. Struktur. Cytobiologie, **8**: 25-38.